

麦长管蚜有翅成蚜母代饥饿对其后代发育和繁殖的影响

吕楠楠, 石 棋, 仵均祥, 许向利*

(西北农林科技大学植物保护学院, 农业部西北黄土高原作物有害生物综合治理重点实验室,

植保资源与害虫治理教育部重点实验室, 陕西杨凌 712100)

摘要:【目的】分析麦长管蚜 *Sitobion avenae* 有翅成蚜饥饿胁迫下的母性效应, 为迁飞性有翅蚜在新栖息地的成功定殖和种群延续研究提供依据。【方法】以正常取食个体为对照, 观察麦长管蚜有翅成蚜饥饿 24, 48, 72, 96, 120 和 144 h 后的存活率以及恢复取食后 24 h 之内初产后代数、个体大小和随后生长发育与繁殖情况, 评价母代饥饿胁迫对后代的潜在影响。【结果】在同一处理时间, 饥饿组麦长管蚜有翅成蚜的存活率均低于正常取食对照, 且在饥饿胁迫期间很少产仔, 但恢复取食后 24 h 之内初产后代数高于正常取食对照。随母代饥饿时间延长, 恢复取食后 24 h 之内初产后代的个体大小随饥饿时间延长而减小, 当饥饿时间 ≥ 96 h, 有翅成蚜初产后代的个体大小显著小于同一时间取食个体的初产后代。将恢复取食后 24 h 之内的初产后代在正常取食条件下单头饲养, 发现随母代饥饿胁迫时间延长, 其后代的若虫历期显著延长, 其中母代经 120 h 和 144 h 饥饿胁迫后, 相比于同一时间取食有翅成蚜的后代若虫历期, 分别延长了 15.1% 和 15.8%, 差异达显著水平。但母代饥饿时间并不影响恢复取食后 24 h 之内所产后代若虫存活率、无翅蚜率以及成虫寿命和产仔量。【结论】麦长管蚜有翅成蚜母代饥饿可使其存活率降低, 但恢复取食后 24 h 之内初产后代数高于同一时间正常取食个体; 母代饥饿时间延长, 恢复取食后 24 h 之内初产后代的个体大小减小, 若虫历期延长, 而对恢复取食后 24 h 之内所产后代若虫存活率、无翅蚜率以及成虫寿命和产仔量并无影响, 这种适应性反应可能是迁飞性有翅蚜在新栖息地成功定殖的重要因素之一。

关键词: 麦长管蚜; 有翅蚜; 饥饿胁迫; 母代影响; 发育历期; 存活; 繁殖量; 适应性

中图分类号: Q968 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2018)10-1177-07

Effects of maternal starvation on the development and reproduction of the offspring of alate adults of *Sitobion avenae* (Hemiptera: Aphididae)

LÜ Nan-Nan, SHI Qi, WU Jun-Xiang, XU Xiang-Li* (Key Laboratory of Northwestern Loess Plateau Crops Pest Management of Ministry of Agriculture of China, Key Laboratory of Plant Protection Resources and Pest Management, Ministry of Education, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: 【Aim】 This study aims to determine the maternal effects of alate adults of *Sitobion avenae* under starvation stress so as to provide a foundation for future study of the successful establishment at a new habitat and continuous reproduction of alate migratory aphids. 【Methods】 The survival rates of alate adults of *S. avenae* starved for 24, 48, 72, 96, 120 and 144 h, and the number of offsprings produced within 24 h of resumption of feeding, body size at birth, development and reproduction of the offspring were examined and compared with those of the fed aphids at the same period. The potential effects of

基金项目: 国家自然科学基金项目(31101433); 中央高校基本科研业务费(2452018108)

作者简介: 吕楠楠, 女, 1991 年生, 河南漯河人, 硕士研究生, 研究方向为害虫综合治理, E-mail: 2442957420@qq.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: xuxiangli@nwsuaf.edu.cn

收稿日期 Received: 2018-04-09; 接受日期 Accepted: 2018-07-16

maternal starvation on its offspring were evaluated. 【Results】 The survival rate of alate adults of *S. avenae* in the starvation group was lower than that in the feeding group at the same period. Few offsprings were born during starvation but the number of offsprings produced within 24 h of resumption of feeding in the starvation group was higher than that in the feeding group at the same period. With the increase in the degree of maternal starvation, the body size of offsprings at birth decreased significantly within 24 h of resumption of feeding. Offsprings from mothers starved for over 96 h were smaller in body size significantly than those from the fed mothers at the same period. When the offsprings from starved mothers within 24 h of resumption of feeding were raised individually under normal food conditions, their nymphal duration increased significantly with the increase in the degree of maternal starvation. The nymphal duration of offsprings from mothers starved for 120 h and 144 h delayed significantly (15.1% and 15.8%, respectively), as compared with that from the fed mothers at the same period. However, no significant differences were observed in the nymphal survival rate, proportion of apterous individuals, adult longevity, and total fecundity of offsprings within 24 h of resumption of feeding among the starvation treatments. 【Conclusion】 Alate adults of *S. avenae* display a lower survival rate under starvation stress, but the number of offsprings from the starved mothers within 24 h of resumption of feeding is higher than that from the fed mother at the same period. With the increase in the degree of maternal starvation, the body size of offsprings at birth decreases significantly and the nymphal duration increases significantly within 24 h of resumption of feeding. However, maternal starvation experience has no effects on the nymphal survival rate, proportion of apterous individuals, adult longevity, and total fecundity of offsprings within 24 h of resumption of feeding. The adaption of the offspring in response to maternal starvation stress may be one of the important factors for the successful establishment of new colonies of the alate migratory aphids.

Key words: *Sitobion avenae*; alate aphid; starvation stress; maternal effects; developmental duration; survival; fecundity; adaptation

昆虫后代表现型受其母代基因型和表现型影响(陈倩等, 2006; Wolf and Wade, 2009)。气候、食物和天敌等因素通过影响生物母体能量分配而影响其后代的大小、存活、发育、繁殖、运动、防御以及抵抗病毒的能力(Hunter, 2002; Boot and Roberts, 2012), 其中后代个体大小被认为是母体介导后代表型研究中极其重要的生活史特征之一(Bernardo, 1996)。

饥饿是昆虫在自然界经常面临的一种普遍现象(Fujikawa *et al.*, 2009)。尽管昆虫投资倾向于现在或是将来繁殖量的最大化, 但饥饿胁迫下成虫为确保自身存活仍会抑制其卵母细胞发育甚至吸收卵母细胞(Bell and Bohm, 1975)。相比于正常取食个体, 饥饿昆虫经常表现出所产后代较小和繁殖力较低的现象(Leather *et al.*, 1983; Awmack and Leather, 2002; Elkin and Reid, 2005; Xu *et al.*, 2012)。苜蓿蚜 *Aphis craccivora* 在正常饲养条件下初产仔蚜个体较小, 其发育历期延长, 且产仔量低(Traicevski and Ward, 1994), 说明蚜虫经历饥饿不仅在代内产生影响, 而且很可能存在对后代的跨代影响。

蚜虫进行孤雌生殖过程中, 不仅后代遗传物质完全来自于母代, 而且后代出生时体内已含有胚胎, 被认为是进行母性影响研究的最佳材料(Kindlmann and Dixon, 1989)。目前有关蚜虫母性影响的报道主要集中于寄主植物种类和母代密度等方面(Olivares-Donoso *et al.*, 2007; Zehnder and Hunter, 2007)。笔者前期研究表明, 麦长管蚜 *Sitobion avenae* 有翅成蚜经历不同时间饥饿恢复取食后产生了强烈的代内影响, 主要表现为随饥饿程度增加, 其产仔量显著降低, 寿命显著缩短, 产仔前期明显延迟(Xu *et al.*, 2012), 这种母代饥饿经历是否会继续跨代影响其后代的发育和繁殖有待研究。

麦长管蚜是禾谷类作物上重要的世界性害虫(刘万才等, 2016), 在我国北方地区不能越冬, 其种群发展依靠有翅蚜由南迁入(杨素钦和杨逸兰, 1991); 吸虫塔实时监测证实我国东部地区的确存在该虫由南向的迁飞现象(李克斌等, 2014)。有翅蚜在利用气流进行长距离的被动迁飞时, 一旦气流不能使其降落到适合寄主, 有翅蚜会再次起飞, 这

种定位寄主延迟很可能使其遭遇短期的饥饿胁迫 (Zhang *et al.*, 2009)。鉴于此,本研究以正常取食个体为对照,研究麦长管蚜有翅成蚜饥饿 24, 48, 72, 96, 120 和 144 h 后的存活率以及恢复取食后 24 h 之内初产后代数、个体大小和随后生长发育与繁殖情况,评价母代饥饿经历对其后代的跨代影响,以期理解麦长管蚜迁入新栖息地的成功定殖和种群延续提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

麦长管蚜于 2012 年 5 月采自陕西省杨凌区西北农林科技大学科技园小麦田 (34°18'N, 108°5'E),采用鲁艳辉和高希武(2007)的水培小麦苗法室内继代饲养。小麦苗和蚜虫饲养均在温度 $21 \pm 1^\circ\text{C}$ 、光周期 16L:8D、相对湿度 $65\% \pm 5\%$ 的人工智能气候箱中(上海恒一科学仪器有限公司, MGC-450HP-2 型)。

1.2 饥饿对麦长管蚜有翅成蚜存活率及其恢复取食后 24 h 之内初产后代数的影响

收集蜕皮 1 h 之内的麦长管蚜有翅成蚜,一组单头置于仅有水饱和滤纸的培养皿(直径 6.0 cm)中,分别饥饿 24, 48, 72, 96, 120 和 144 h (饥饿组);另一组单头接于单株小麦苗上,分别饲养 24, 48, 72, 96, 120 和 144 h (取食组)作为对照,统计饥饿组和取食组在不同处理时间的存活率。然后将不同处理后的活虫接于单株小麦苗上,使其恢复取食 24 h,观察并统计 24 h 之内初产后代(初产 1 龄若蚜)的个体数量,计算单头雌成蚜恢复取食后 24 h 之内平均初产后代数。饥饿组和取食组每个处理 10 头蚜虫,重复 3 次。

1.3 饥饿对麦长管蚜有翅成蚜恢复取食后 24 h 之内初产后代个体大小的影响

将上述 1.2 节的初产后代在配有目镜测微尺的双目解剖镜(Motic K 系列,麦克奥迪公司)下测量其体长(头部顶端至尾片基部, l)和体宽(腹部最宽处, b)。采用 Newton 和 Dixon(1990)的方法($l \times b^2$)计算初产后代的个体大小(mm^3)。

1.4 饥饿对麦长管蚜有翅成蚜恢复取食后 24 h 之内所产后代生长发育与繁殖的影响

试虫及处理方法同 1.2 节。将饥饿组和取食组的初产后代单头接于单株小麦苗上饲养,每天观察其生长发育、蜕皮、翅的发生和产仔情况,直至死亡,

并计算若虫存活率、无翅蚜率和发育历期以及成虫寿命和产仔量。饥饿组和取食组每个处理 10 头蚜虫,重复 3 次。

1.5 数据分析

全部数据采用统计软件 SPSS 13.0 进行分析。饥饿组和取食组麦长管蚜不同处理时间之间同一性状的差异显著性采用单因素方差分析;相同处理时间饥饿和取食个体之间的差异显著性采用独立样本 t 检验分析,其中对存活率和无翅蚜率经反正弦转换后进行数据分析。

2 结果

2.1 饥饿对麦长管蚜有翅成蚜存活率以及恢复取食后 24 h 之内初产后代数的影响

随饥饿处理时间延长,麦长管蚜有翅成蚜的存活率显著降低($F_{5,12} = 14.79$, $P < 0.001$),特别是饥饿处理 48 ~ 144 h,饥饿组的存活率显著低于同一时间取食个体的存活率;取食组不同处理时间的存活率不存在显著差异($F_{5,12} = 0.80$, $P = 0.57$)(图 1: A)。

麦长管蚜有翅成蚜饥饿期间很少产仔,恢复取食后 24 h 之内初产后代数急剧增加,且不同处理之间存在显著差异($F_{5,109} = 2.75$, $P = 0.02$)。但取食组个体在不同处理时间初产后代数一直保持在一个相对稳定的范围内波动,未表现出显著差异($F_{5,173} = 1.11$, $P = 0.36$)。与同时间处理的取食对照组个体相比,饥饿不同时间恢复取食个体 24 h 之内初产后代数较多,其中饥饿 24 ~ 96 h 恢复取食个体 24 h 之内初产后代数与同时间正常取食个体相比,差异均达显著水平(图 1: B)。

2.2 饥饿对麦长管蚜有翅成蚜恢复取食后 24 h 之内初产后代个体大小的影响

随饥饿处理时间延长,麦长管蚜有翅成蚜恢复取食后 24 h 之内初产后代的个体大小显著减小($F_{5,286} = 8.90$, $P < 0.001$),但取食组各处理时间有翅成蚜初产后代的个体大小未表现出显著差异($F_{5,279} = 0.32$, $P = 0.90$);其中有翅成蚜饥饿 ≥ 96 h,其初产后代的个体大小显著小于同一时间正常取食有翅成蚜初产后代的个体大小(图 2),说明初产后代的个体大小与母代饥饿程度有关。

2.3 饥饿对麦长管蚜有翅成蚜恢复取食后 24 h 之内所产后代生长发育与繁殖的影响

正常取食麦长管蚜有翅成蚜不同时间所产后代的若虫存活率未表现出显著差异($F_{5,12} = 1.35$, $P =$

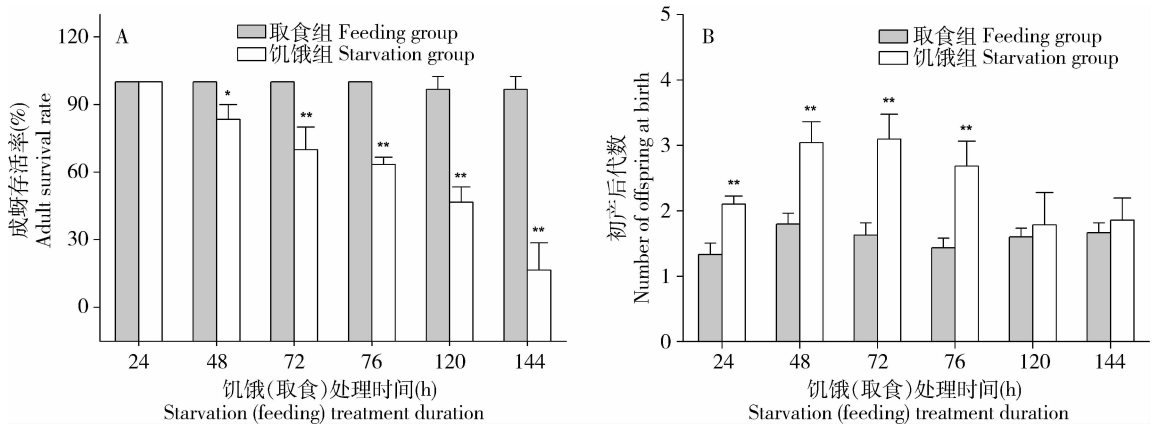


图1 母代饥饿对麦长管蚜有翅成蚜存活率(A)以及恢复取食后 24 h 之内初产后代数(B)的影响
Fig. 1 Effects of maternal starvation on the survival rate (A) of alate adults of *Sitobion avenae* and the number of offsprings produced within 24 h of resumption of feeding (B)

图中数据为平均值 ± 标准误,图柱上星号和双星号分别表示相同时间的取食与饥饿个体之间存在显著差异 ($P < 0.05$) 和极显著差异 ($P < 0.01$) (独立样本 t 检验)。图 2~4 同。Data in the figure are means ± SE. The asterisk and double asterisk above bars indicate significant difference ($P < 0.05$) and extremely significant difference ($P < 0.01$) between the fed and starved aphids at the same time, respectively (Student's t test). The same for Figs. 2~4.

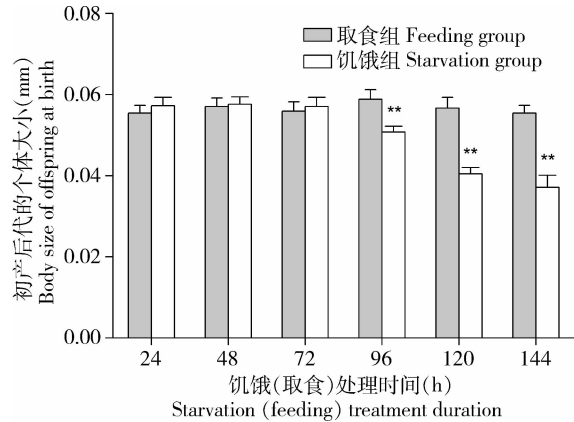


图2 母代饥饿对麦长管蚜有翅成蚜恢复取食后 24 h 之内初后代个体大小的影响
Fig. 2 Effects of maternal starvation on the body size at birth of offsprings produced within 24 h of resumption of feeding of alate adults of *Sitobion avenae*

0.31), 饥饿组恢复取食后 24 h 之内所产后代的大多数亦能发育成熟,若虫存活率均在 96.4% 以上,不同处理之间无显著差异 ($F_{5,12} = 1.17, P = 0.38$) (图 3: A)。饥饿组和取食组后代的无翅蚜率分别在 95.1% 和 91.7% 以上,两组不同时间处理之间均不存在显著差异 (饥饿组: $F_{5,12} = 1.35, P = 0.31$; 取食组: $F_{5,12} = 0.81, P = 0.57$) (图 3: B)。同一时间处理的取食和饥饿个体所产下代的若虫存活率和无翅蚜率亦无显著差异。

随母代饥饿时间延长,恢复取食后 24 h 之内所产下代的若虫历期显著延长 ($F_{5,281} = 13.65, P <$

0.001), 其中饥饿处理 120 和 144 h 的有翅成蚜恢复取食后 24 h 之内所产下代的若虫历期显著大于相同时间取食个体所产下代的若虫历期,分别延迟了 15.1% 和 15.8%;取食组有翅成蚜所产下代的若虫历期在不同时间处理之间无显著差异 ($F_{5,275} = 1.99, P = 0.08$) (图 3: C),说明饥饿可导致麦长管蚜有翅成蚜恢复取食后 24 h 之内所产后代发育历期延长。

麦长管蚜有翅成蚜饥饿不同时间恢复取食后 24 h 之内所产下代的成虫寿命 ($F_{5,281} = 1.46, P = 0.20$) 和产仔量 ($F_{5,281} = 1.56, P = 0.17$) 均无显著差异;取食组所产下代的成虫寿命 ($F_{5,275} = 0.65, P = 0.67$) 和产仔量 ($F_{5,275} = 21.9, P = 0.06$) 在不同时间处理之间无显著差异;同一时间处理的饥饿和取食个体所产下代的成虫寿命和产仔量亦无显著差异 (图 4: A 和 B)。

3 讨论

饥饿胁迫下大多数昆虫会吸收卵巢中较大卵母细胞或特定发育阶段卵母细胞,而蚜虫对饥饿胁迫反应方式不同,选择继续发育卵巢小管中较大胚胎,但其胚胎发育速率会因母代饥饿胁迫受到抑制 (Grüber and Dixon, 1988; Brough and Dixon, 1990; Awmack and Leather, 2002)。饥饿期间蚜虫卵巢小管中发育成熟的较大胚胎很少产出体外,而是在恢复取食后短时间之内出现一个明显产仔高峰期,随

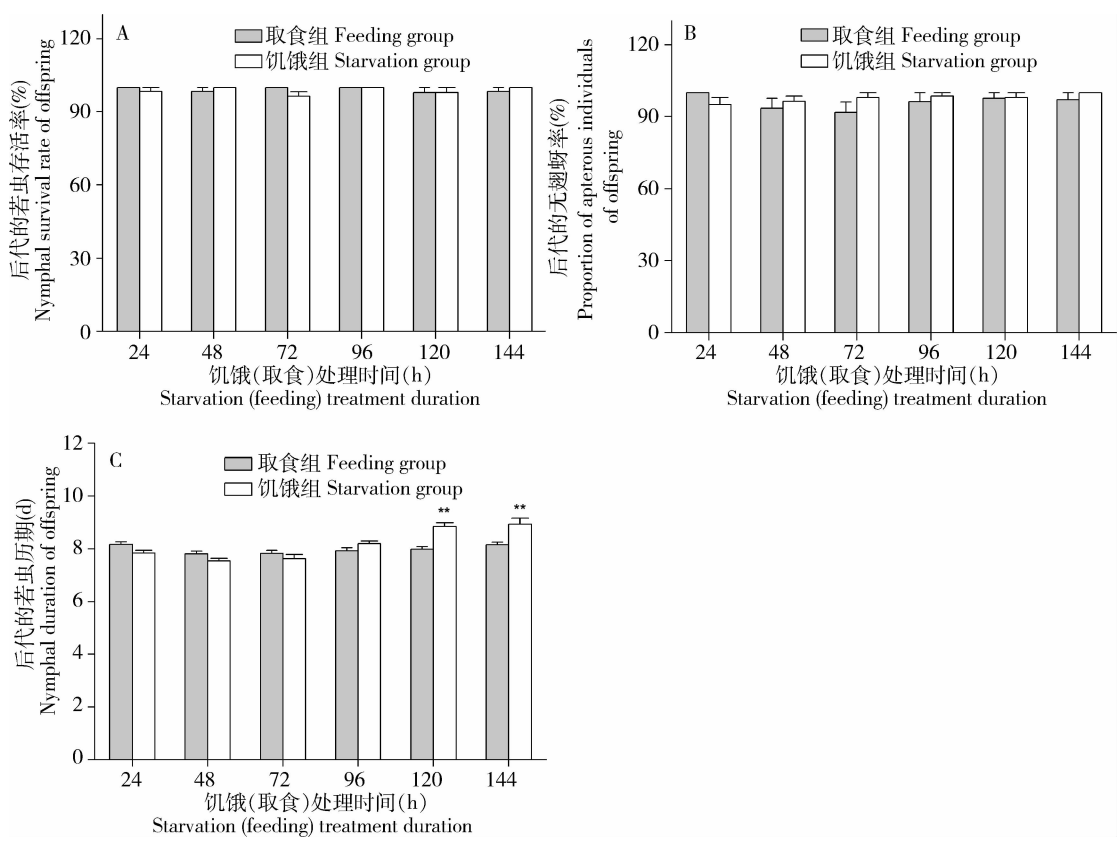


图3 母代饥饿对麦长管蚜有翅成蚜恢复取食后 24 h 之内所产后代若虫存活率(A)、无翅蚜率(B)以及若虫历期(C)的影响
Fig. 3 Effects of maternal starvation on the nymphal survival rate (A), proportion of apterous individuals (B), and nymphal duration (C) of the offspring produced within 24 h of resumption of feeding of alate adults of *Sitobion avenae*

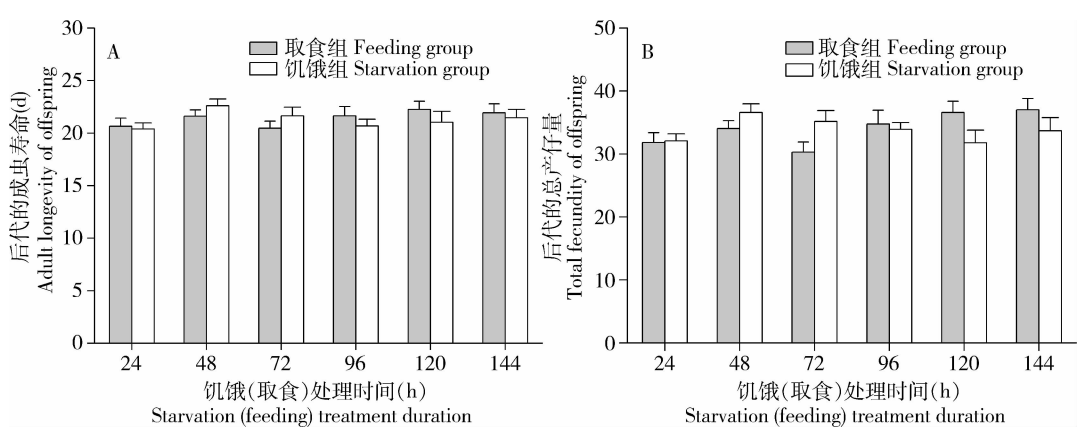


图4 母代饥饿对麦长管蚜有翅成蚜恢复取食后 24 h 之内所产后代成虫寿命(A)和总产仔量(B)的影响
Fig. 4 Effects of maternal starvation on the adult longevity (A) and total fecundity (B) of the offspring produced within 24 h of resumption of feeding of alate adults of *Sitobion avenae*

后繁殖率快速下降(Xu *et al.*, 2012),此时卵巢中胚胎发育处于母代正常取食条件下,母代饥饿效应对其影响随时间推移而减弱甚至消失。因此,蚜虫饥饿不同时间恢复取食后 24 h 之内初产后代常被认为是胚胎发育真正受到母代饥饿胁迫的影响。

蚜虫母代经历对其所产后代的无翅蚜率有重要影响(Braendle *et al.*, 2006)。巢菜修尾蚜 *Megoura viciae* 成蚜随饥饿时间延迟倾向于产生无翅型后代(Lees, 1967; Mittler and Sutherland, 1969)。本研究中麦长管蚜有翅成蚜饥饿不同时间恢复取食后 24 h 之内的初产后代经单头饲养,发育成无翅型个体所占比率均在 95.1% 以上,取食组所产后代在相

同条件下亦表现出较高的无翅蚜率,均达到 93.5% 以上,饥饿组和取食组所产后代的无翅蚜率并无显著差异(图 3: B),说明母代饥饿经历对恢复取食后 24 h 之内所产后代的翅蚜率并无显著影响。该结果在部分程度上可能与母代的翅型有关,因为有翅蚜经常倾向于产生无翅型后代(Johnson and Birks, 1960; Mousseau and Dingle, 1991)。

后代大小被认为是母代介导后代表现型的重要生物学特征之一(Bernardo, 1996)。麦长管蚜有翅成蚜随饥饿时间延长,恢复取食后 24 h 之内初产后代的个体大小显著减小,但取食组不同处理之间并未表现出显著差异(图 2),说明母代经历饥饿会对初产后代的个体大小产生影响,且影响程度与饥饿程度相关;该结果与饥饿中欧山松大小蠹 *Dendroctonus ponderosae* 所产的卵显著小于取食个体(Elkin and Reid, 2005)的研究结果相一致。饥饿巢菜修尾蚜和蚜虫 *Metopolophium dirhoclum* 卵巢中最大胚胎体积显著小于其取食个体(Grüber and Dixon, 1988; Brough and Dixon, 1990),可以解释极端饥饿胁迫下麦长管蚜初产后代的个体较小可能与其胚胎发育受到抑制有关。

尽管麦长管蚜随饥饿时间延长恢复取食后 24 h 之内初产后代的个体大小显著减小,但绝大多数个体均能发育成熟,且后代若虫存活率与同一时间取食个体的后代若虫存活率并无显著差异(图 3: A),说明后代若虫存活可能与其初产个体的大小以及母代饥饿程度无关,而更多依靠其当前的取食环境。本研究中麦长管蚜随饥饿程度增加,恢复取食后 24 h 之内所产后代的若虫发育历期显著延长(图 3: C),但成虫寿命和产仔量均无显著差异(图 4)。这些结果与夹竹桃蚜 *Aphis nerii* 母体密度对其后代的成熟时间有微弱影响而对后代的存活以及产仔量无影响的结果相一致(Zehnder and Hunter, 2007)。但 Zhang 等(2009)报道黑豆蚜 *Aphis glycines* 吊飞不同距离所产后代的产仔量和寿命显著小于未吊飞个体,这可能与母体吊飞过程中大量耗能影响后代的资源分配有关。

麦长管蚜有翅成蚜的饥饿经历在代内产生了强烈影响,主要表现为随饥饿程度增加其产仔量和存活率显著降低,产仔前期显著增加(Xu *et al.*, 2012);随母代饥饿时间增加,恢复取食后 24 h 之内初产后代的个体大小显著减小,在正常取食条件下其发育历期显著延长,但若虫存活以及成虫寿命和产仔量未受母代饥饿经历的显著影响,说明母代饥

饿经历对恢复取食后 24 h 之内初产后代的影响随时间推移而逐渐减弱,当前环境对恢复取食后 24 h 之内初产后代的影响逐渐增强(Hunter, 2002)。有翅成蚜定位寄主过程中短期的耐饥饿能力是蚜虫持续繁殖的重要影响因素之一。尽管饥饿经历常造成有翅成蚜自身较高的死亡率,但这些来自不利环境条件下的存活个体,一旦降落在适合的寄主植物上,可能会在短时间内表现出比正常取食个体较高的繁殖率(图 1)。本研究结果亦表明,尽管饥饿有翅成蚜恢复取食后 24 h 之内初产后代的体型较小,但其在有利环境条件下能继续发育和繁殖(图 3 和 4),说明麦长管蚜具有较强的适应能力,能根据食物异质性变化从时间和空间上扩散后代(Dixon and Dharma, 1980),这种生态适应性可能在蚜虫定位寄主植物并建立新群体过程中对种群延续至关重要。

参考文献 (References)

- Awmack CS, Leather SR, 2002. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 47: 817–844.
- Bell WJ, Bohm MK, 1975. Oosorption in insects. *Biol. Rev.*, 50(4): 376–396.
- Bernardo J, 1996. The particular maternal effect of propagule size, especially egg size: patterns, models, quality of evidence and interpretations. *Am. Zool.*, 36(2): 216–236.
- Boots M, Roberts KE, 2012. Maternal effects in disease resistance: poor maternal environment increases offspring resistance to an insect virus. *Proc. R. Soc. B*, 279(1744): 4009–4014.
- Braendle C, Davis GK, Brisson JA, Stern DL, 2006. Wing dimorphism in aphids. *Heredity*, 97(7): 192–199.
- Brough CN, Dixon AFG, 1990. The effects of starvation on development and reproductive potential of apterous virginoparae of vetch aphid, *Megoura viciae*. *Entomol. Exp. Appl.*, 55(1): 41–45.
- Chen Q, Shen ZR, Wang YM, 2006. Phenotypic plasticity of aphids and its genetic basis. *Acta Entomol. Sin.*, 49(5): 859–866. [陈倩, 沈佐锐, 王永模, 2006. 蚜虫的表型可塑性及其遗传基础. 昆虫学报, 49(5): 859–866]
- Dixon AFG, Dharma TR, 1980. ‘Spreading of the risk’ in developmental mortality: size, fecundity and reproductive rate in the black bean aphid. *Entomol. Exp. Appl.*, 28(3): 301–312.
- Elkin CM, Reid ML, 2005. Low energy reserves and energy allocation decisions affect reproduction by mountain pine beetles, *Dendroctonus ponderosae*. *Funct. Ecol.*, 19(1): 102–109.
- Fujikawa K, Takahashi A, Nishimura A, Itoh M, Takano-Shimizu T, Ozaki M, 2009. Characteristics of genes up-regulated and down-regulated after 24 h starvation in the head of *Drosophila*. *Gene*, 446(1): 11–17.
- Grüber K, Dixon AFG, 1988. The effect of nutrient stress on development and reproduction in an aphid. *Entomol. Exp. Appl.*, 47(1): 23–30.

Hunter MD, 2002. Maternal effects and the population dynamics of insects on plants. *Agr. Forest Entomol.*, 4(1): 1–9.

Johnson B, Birks PR, 1960. Studies on wing polymorphism in aphids I. The developmental process involved in the production of the different forms. *Entomol. Exp. Appl.*, 3(4): 327–339.

Kindlmann P, Dixon AFG, 1989. Developmental constraints in the evolution of reproductive strategies: telescoping of generations in parthenogenetic aphids. *Funct. Ecol.*, 3(4): 531–537.

Leather SR, Ward SA, Dixon AFG, 1983. The effect of nutrient stress on life history parameters of the black bean aphid, *Aphis fabae* Scop. *Oecologia*, 57(2): 156–157.

Lees AD, 1967. The production of the apterous and alate forms in the aphid *Megoura viciae* Buckton, with special reference to the role of crowding. *J. Insect Physiol.*, 13(2): 289–318.

Li KB, Du GQ, Yin J, Zhang S, Cao YZ, 2014. Monitoring the migration of *Sitobion avenae* (Fabricius) by suction trapping. *Chin. J. Appl. Entomol.*, 51(6): 1504–1515. [李克斌, 杜光青, 尹姣, 张帅, 曹雅忠, 2014. 利用吸虫塔对麦长管蚜迁飞活动的监测. 应用昆虫学报, 51(6): 1504–1515]

Liu WC, Liu ZD, Huang C, Lu MH, Liu J, Yang QP, 2016. Statistics and analysis of crop yield losses caused by main diseases and insect pests in recent 10 years. *Plant Prot.*, 42(5): 1–9. [刘万才, 刘振东, 黄冲, 陆明红, 刘杰, 杨清坡, 2016. 近10年农作物主要病虫害发生危害情况的统计和分析. 植物保护, 42(5): 1–9]

Lu YH, Gao XW, 2007. A method for mass culture of wheat aphids. *Chin. Bull. Entomol.*, 44(2): 289–290. [鲁艳辉, 高希武, 2007. 一种室内饲养麦蚜的方法. 昆虫知识, 44(2): 289–290]

Mittler TE, Sutherland ORW, 1969. Dietary influences on aphid polymorphism. *Entomol. Exp. Appl.*, 12(5): 703–713.

Mousseau TA, Dingle H, 1991. Maternal effects in insect life histories. *Annu. Rev. Entomol.*, 36: 511–534.

Newton C, Dixon AFG, 1990. Embryonic growth rate and birth weight of the offspring of apterous and alate aphids: a cost of dispersal. *Entomol. Exp. Appl.*, 55(3): 223–229.

Olivares-Donoso R, Troncoso AJ, Tapia DH, Aguilera-Olivares D, Nieneyer HM, 2007. Contrasting performance of generalist and specialist *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) reveal differential prevalence of maternal effects after host transfer. *Bull. Entomol. Res.*, 97(1): 61–67.

SPSS Inc., 1998. SPSS User’s Guide. Chicago, IL, USA.

Traicevski V, Ward SA, 1994. Birth weight and the rate of increase in the cowpea aphid *Aphis craccivora* (Homoptera: Aphididae). *Eur. J. Entomol.*, 91(1): 37–46.

Wolf JB, Wade MJ, 2009. What are maternal effects (and what are they not)? *Phil. Trans. R. Soc. B*, 364(1520): 1107–1115.

Xu XL, He SQ, Wu JX, 2012. The effect of starvation and subsequent feeding on the reproductive potential of the grain aphid, *Sitobion avenae*. *Entomol. Exp. Appl.*, 144(3): 294–300.

Yang SQ, Yang YL, 1991. Study on the relationship between long-distance migration and airflow in the northern winter wheat field. *Plant Pest Forecasts*, (2): 11–16. [杨素钦, 杨逸兰, 1991. 北方冬麦区麦长管蚜远距离迁飞与气流运动的关系初探. 病虫预测, (2): 11–16]

Zehnder CB, Hunter MDA, 2007. A comparison of maternal effects and current environment on vital rates of *Aphis nerii*, the milkweed-oleander aphid. *Ecol. Entomol.*, 32(2): 172–180.

Zhang Y, Wu KM, Wyckhuys KAG, Heimpel GE, 2009. Trade-offs between flight and fecundity in the soybean aphid (Hemiptera: Aphididae). *J. Econ. Entomol.*, 102(1): 133–138.

(责任编辑：赵利辉)